BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
2e Série — Tome 42 — N° 3, 1970, pp. 549-565.

# L'ANATOMIE DU TUBE DIGESTIF DANS LA PHYLOGÉNIE ET LA SYSTÉMATIQUE DES CHAETOGNATHES

Par Serge DALLOT

En examinant la liste des caractères utilisés en taxinomie des Chaetognathes, j'ai été frappé par la rareté des références précises concernant la structure du tube digestif, alors que deux types très différents d'organisation sont décrits dans la littérature. On distingue en effet un *type simple*, très répandu dans l'ensemble du phylum, et un *type plus complexe*, caractérisé par la présence de cellules vacuolisées volumineuses dans les parois de l'intestin. L'étude anatomique de 40 espèces du groupe va permettre d'apprécier l'importance taxinomique et phylogénétique de cette distinction.

## I. — Rappels sur la structure du tube digestif

### A. *Le type simple*

On sait classiquement (Parry, 1944) que le tube digestif des Chaetognathes débute par un court œsophage situé dans la tête et se poursuit dans le tronc par un intestin rectiligne. L'anus, sans sphincter, est situé à proximité du septum transversal qui sépare le tronc de la queue. L'intestin est soutenu dans la cavité cœlomique par deux mésentères longitudinaux fenestrés, l'un dorsal, l'autre ventral ; il est enveloppé dans un mince feuillet mésodermique musculaire. La paroi endodermique de l'intestin est formée par un épithélium monostratifié composé de cellules de tailles à peu près semblables qui appartiennent à deux catégories différentes : des cellules glandulaires sécrétrices à granules éosinophiles et des cellules absorbantes, surtout abondantes dans la région postérieure de l'intestin. Cette structure relativement simple a été reconnue par Parry dans les genres *Spadella* Langerhans, 1880, et *Sagitta* Quoy et Gaimard, 1827. A ce jour, aucune étude cyto-physiologique en microscopie électronique n'est venue compléter ces connaissances très succinctes.

### B. *Le type vacuolisé*

L'intestin de *Sagitta minima* (Grassi, 1883), étudié par Doncaster (1902) et par Ghirardelli (1950), présente par rapport au type précédent les particularités suivantes :

A son début, contre le septum céphalique, il montre deux diverticules latéraux formés par des cellules sécrétrices (mais de tels diverticules peuvent se rencontrer dans le type simple) ; postérieurement, et jusqu'à la zone rectale, les cellules de ce type se retrouvent à proximité des mésentères en formant deux bandelettes longitudinales

étroites ; entre celles-ci, les parois latérales de l'intestin sont constituées par de très grosses cellules, dont presque tout le volume est occupé par une vacuole turgescente, disposées sur une seule rangée ; la lumière intestinale est rendue virtuelle par l'affrontement longitudinal des parois internes des cellules vacuolisées qui se font face.

Cette structure particulière, toujours bien visible par transparence, est constamment présente même chez les plus jeunes formes (1 mm) et n'a certainement pas un caractère pathologique — pour Ghirardelli il s'agirait d'une dégénérescence — ; elle est compatible avec une alimentation qualitativement et quantitativement normale pour un Chaetognathe prédateur. L'aspect vide du tube digestif observé par Ghirardelli aussi bien chez les exemplaires fixés que chez les animaux vivants est simplement dû à la rapidité du transit alimentaire et à l'inhibition de la prédation après le traumatisme de la capture : il est facile d'observer des proies en cours de digestion chez des organismes fixés précocement.

*Sagitta minima* est-elle la seule espèce à posséder une telle structure intestinale et, sinon, quelle est la valeur systématique de ce caractère ?

En majorité les systématiciens ont négligé l'observation du tube digestif à l'exception de la recherche des diverticules antérieurs considérés comme un caractère important. Les cellules vacuolisées ont souvent été vues chez plusieurs espèces, et mal interprétées depuis Grassi (1883). Pour cet auteur il existe chez *S. minima* des cloisons mésentériques transversales qui relient l'intestin aux parois du corps (il s'agit évidemment des membranes affrontées des cellules vacuolisées successives vues de profil). L'absence d'étude histologique et la difficulté fréquente de l'observation directe de l'intestin à travers la paroi du corps obscurcie par le fixateur ont rendu possible la persistance de cette méprise.

## II. — Matériel et méthode

Michael (1911), Tokioka (1940), Thompson (1947), Furnestin (1959), Neto (1961), pour *S. planctonis*, Tokioka (1942) pour *S. tropica*, Alvariño (1959) pour *S. elegans* et *S. decipiens* ont publié diverses remarques sur la morphologie du tronc ou de l'intestin des espèces précédentes, correspondant d'ailleurs à des interprétations correctes ou non, qui permettaient de penser que *S. minima* n'était pas seule à posséder un intestin de type vacuolisé.

Pour vérifier cette hypothèse j'ai examiné le tube digestif du plus grand nombre possible d'espèces de Chaetognathes. Lorsque cela était possible j'ai observé les animaux vivants ; sur les exemplaires fixés j'ai complété l'étude morphologique classique par des dissections et des coupes épaisses effectuées au rasoir à main. Ce travail n'a pas d'autre ambition que de dégager les grands traits de l'anatomie comparée de l'intestin des Chaetognathes et de les confronter aux opinions qui prévalent actuellement sur la systématique et la phylogénie du groupe.

Les 31 espèces suivantes, appartenant à cinq genres différents, ont un intestin démuni de cellules vacuolisées, permanentes et de grandes tailles :

*Eukrohnia hamata* (Möbius, 1875) ; *E. fowleri* Ritter-Zahony, 1909
*Spadella cephaloptera* (Busch., 1851)
*Pterosagitta draco* (Krohn, 1853)
*Krohnitta subtilis* (Grassi, 1881) ; *K. pacifica* (Aïda, 1897)

*Sagitta bedfordii* Doncaster, 1902 ; *S. bipunctata* Quoy et Gaimard, 1827 ; *S. crassa* Tokioka, 1938 ; *S. enflata*[1] (Grassi, 1881) ; *S. ferox* Doncaster, 1902 ; *S. friderici* Ritter-Zahony, 1911 ; *S. gazellae* Ritter-Zahony, 1909 ; *S. hexaptera* d'Orbigny, 1834 ; *S. helenae* Ritter-Zahony, 1910 ; *S. hispida* Conant, 1895 ; *S. lyra* Krohn, 1853 ; *S. macrocephala* Fowler, 1905 ; *S. maxima* Conant, 1896 ; *S. nagae* Alvariño, 1967 ; *S. neglecta* Aïda, 1897 ; *S. pacifica* Bieri, 1957 ; *S. peruviana* Sund, 1961 ; *S. pseudoserratodentata* Tokioka, 1939 ; *S. pulchra* Doncaster, 1902 ; *S. regularis* Aïda, 1897 ; *S. robusta* Doncaster, 1902 ; *S. serratodentata* Krohn, 1853 ; *S. setosa* Müller, 1847 ; *S. tasmanica* Thompson, 1947 ; *S. tokiokai* Alvariño, 1967.

J'ai trouvé un intestin de type vacuolisé chez les 9 espèces suivantes, toutes du genre *Sagitta* :

*S. bedoti* Béraneck, 1895 ; *S. decipiens* Fowler, 1905 ; *S. elegans* Verill, 1873 ; *S. megalophthalma* Dallot et Ducret, 1969 ; *S. marri* David, 1956 ; *S. minima* Grassi, 1881 ; *S. neodecipiens* Tokioka, 1959 ; *S. planctonis* Steinhaus, 1896 ; *S. zetesios* Fowler, 1905. Il faudrait ajouter à cette liste *S. tropica* Tokioka, 1942, que je n'ai pu examiner : la description originale et le dessin qui l'accompagnent permettent de l'y ranger sans ambiguïté.

Je remercie chaleureusement les chercheurs français et étrangers dont les envois m'ont permis de réaliser cette étude : Madame M. L. Furnestin, MM. P. M. David, R. Fenaux, S. Frontier, M. R. Reeve, M. Steyaert.

## III. — Anatomie comparée des intestins de type vacuolisé

### 1. Sagitta zetesios

Chez cette espèce bathyplanctonique de grande taille, les cellules vacuolisées forment deux massifs latéraux saillants dans la lumière qu'ils obstruent partiellement, du septum céphalique à l'anus. Ils sont unis dorsalement et ventralement par deux larges bandes d'épithélium peu élevé, constitué par de petites cellules au cytoplasme granuleux qui contient souvent des globules lipidiques. Les diverticules antérieurs notés par les auteurs ne correspondent qu'à l'élargissement brusque du tube digestif en arrière de l'œsophage, provoqué par l'apparition des cellules vacuolisées volumineuses. Ces dernières sont hautes, étroites, prismatiques ; sur une coupe transversale on en compte une vingtaine de chaque côté ; elles sont donc en disposition polysériée par opposition à la disposition

1. De nombreux auteurs ont utilisé l'orthographe émendée *inflata*, Ritter-Zahony, 1908 : Baldasseroni, Germain et Joubin, Scaccini et Ghirardelli, Ramult et Rose, Ghirardelli, Hamon, Rose, de Beauchamp, Kinzen, Furnestin, Ducret. Ils justifient la modification de l'orthographe originale *S. enflata* (Grassi, 1881), en considérant que si « enfiata » existe en italien, le verbe latin est *inflare*, et *enflata* est alors une latinisation incomplète, un barbarisme (de Beauchamp, 1960). Ghirardelli, 1968, partisan de l'émendation invoque le Code international de Nomenclature, articles 19, 32 et 33.

La lecture du code montre au contraire qu'il faut conserver *enflata*. En effet une émendation est justifiée seulement si l'orthographe originale est reconnue incorrecte, article 33 a (z) ; l'article 32 définit ce qu'est une orthographe originale incorrecte :

— elle contrevient au moins à une des dispositions obligatoires des articles 26 à 30, ou,

— elle contient manifestement une erreur d'inadvertance (*lapsus calami*, erreur de copie ou d'impression).

Or, les articles 26 à 30 ne s'appliquent pas ici (26 : les noms composés. 27 : les signes diacritiques. 28 : initiales majuscules ou minuscules. 29 : formation des noms du groupe-famille. 30 : accord en genre grammatical). Il n'y a certainement pas erreur d'inadvertance car Grassi a constamment utilisé *enflata* dans toutes ses publications ; d'ailleurs l'article 32 a (ii) spécifie sans ambiguïté qu'une latinisation impropre (et c'est bien ce dont il s'agit) n'est pas une erreur d'inadvertance. En conclusion, *enflata* est l'orthographe correcte, l'émendation de Ritter-Zahony est utilisable comme synonyme objectif.

monosériée observée chez *S. minima* (fig. 1). A l'extrémité postérieure de l'intestin, les bandes dorsales et ventrales de petites cellules se rejoignent, formant une bandelette rectale étroite, adjacente au septum transversal et entourant ventralement l'anus (fig. 2).

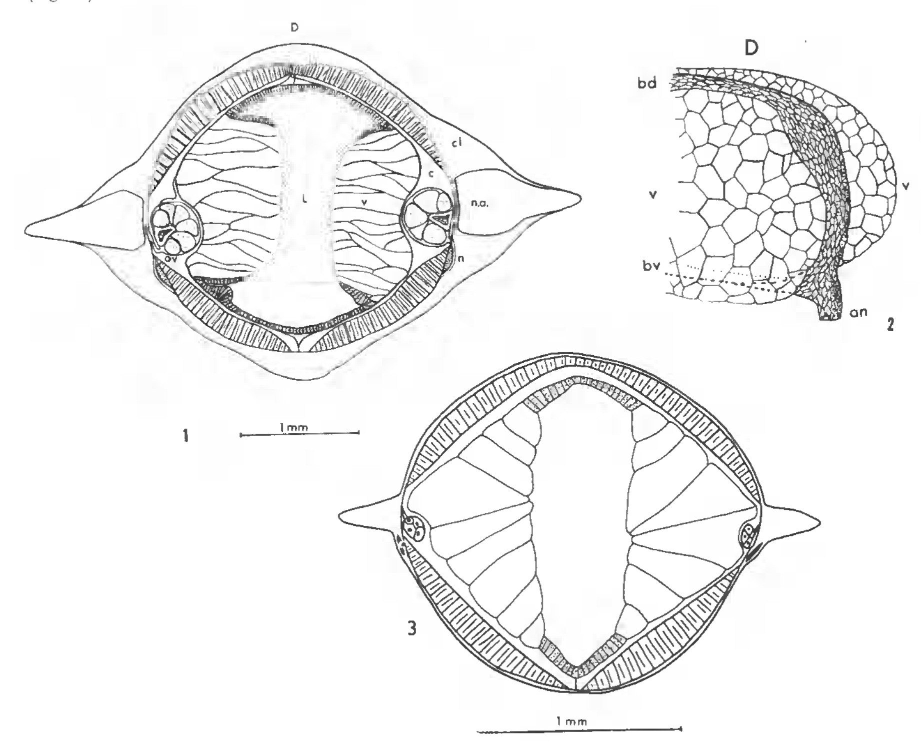



FIG. 1. — Coupe transversale du tronc de *S. zetesios*, un peu en arrière du ganglion ventral. c : cœlome, cl : collerette ; L : lumière intestinale ; v : cellule vacuolisée ; ov : ovaire ; D : côté dorsal. La plupart des cellules vacuolisées sont coupées obliquement d'où l'impression de stratification.

FIG. 2. — *S. zetesios* : région postérieure de l'intestin en vue oblique. an : anus ; bd et bv : bandelettes dorsales et ventrales.

FIG. 3. — *S. planctonis* : coupe transversale du tronc passant par les nageoires antérieures.

## 2. Sagitta planctonis

Très proche de l'espèce précédente, *S. planctonis* possède un intestin tout à fait comparable mais avec des cellules vacuolisées relativement plus grosses et moins nombreuses ; les bandelettes dorsales et ventrales d'épithélium banal sont aussi plus étroites que chez *S. zetesios* (fig. 3).

## 3. Sagitta marri

Les cellules vacuolisées sont peu nombreuses — 6 séries de chaque côté en moyenne — et proportionnellement encore plus volumineuses que chez *S. planctonis* (fig. 4 a et b). Les bandelettes dorsales et ventrales sont réduites à d'étroites gouttières ; la lumière intestinale est obstruée par l'affrontement des cellules vacuolisées turgescentes comme chez *S. minima*. L'élargissement antérieur de l'intestin est formé par de petites cellules non vacuolisées ; contrairement aux deux espèces précédentes, il existe des diverticules non seulement morphologiquement mais surtout histologiquement différenciés.

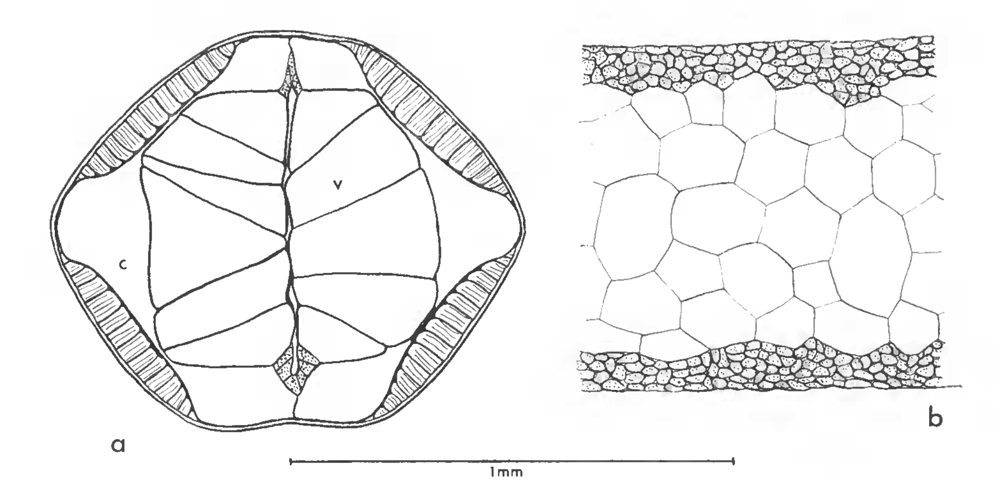



Fig. 4. — *S. marri.* a : coupe transversale passant entre les deux paires de nageoires ; b : intestin vu de profil.

## 4. Sagitta bedoti

Cette région antérieure démunie de cellules vacuolisées se retrouve ici remarquablement allongée sans donner lieu à des diverticules. L'intestin s'accroît brusquement en largeur en arrière de cette zone avec l'apparition des cellules vacuolisées.

Cela me conduit à distinguer la notion d'intestin antérieur de celle de diverticule. Le terme diverticule s'appliquera aux évaginations antérieures de l'intestin des Chaetognathes indépendamment de leur structure, simple ou vacuolisée ; celui d'intestin antérieur impliquera une structure histologique particulière, l'intestin antérieur non vacuolisé précédant toujours une région vacuolisée (fig. 5).

L'intestin antérieur de *S. bedoti* précède donc un intestin moyen vacuolisé polysérié analogue à celui de *S. marri.* Contrairement aux espèces déjà citées, les cellules vacuolisées ne s'étendent pas à proximité immédiate de l'anus ; la jonction postérieure des bandes longitudinales de cellules banales est développée sur chacune des parois latérales de l'intestin formant un intestin postérieur non vacuolisé, très caractéristique (fig. 7 c).

## 5. Sagitta elegans

Son intestin se compose également de trois régions successives. L'intestin antérieur forme une paire de diverticules, il est bien développé de même que l'intestin postérieur. La structure de l'intestin moyen est variable suivant la taille des individus : les jeunes d'une taille inférieure à 8-10 mm, toujours immatures (stade I ou II), ont un intestin moyen monosérié qui ne diffère de celui de *S. minima* que par sa longueur relative plus faible (en particulier l'intestin postérieur est peu développé chez *S. minima*). Les cellules vacuolisées se cloisonnent au cours de la croissance, leur nombre augmente tandis qu'elles se disposent progressivement en plusieurs séries longitudinales (fig. 6 a et b) ; l'intestin antérieur et l'intestin postérieur s'allongent.

On peut s'étonner que cette structure très facile à voir n'ait jamais été étudiée alors que *S. elegans* a fait l'objet de très nombreux travaux écologiques.

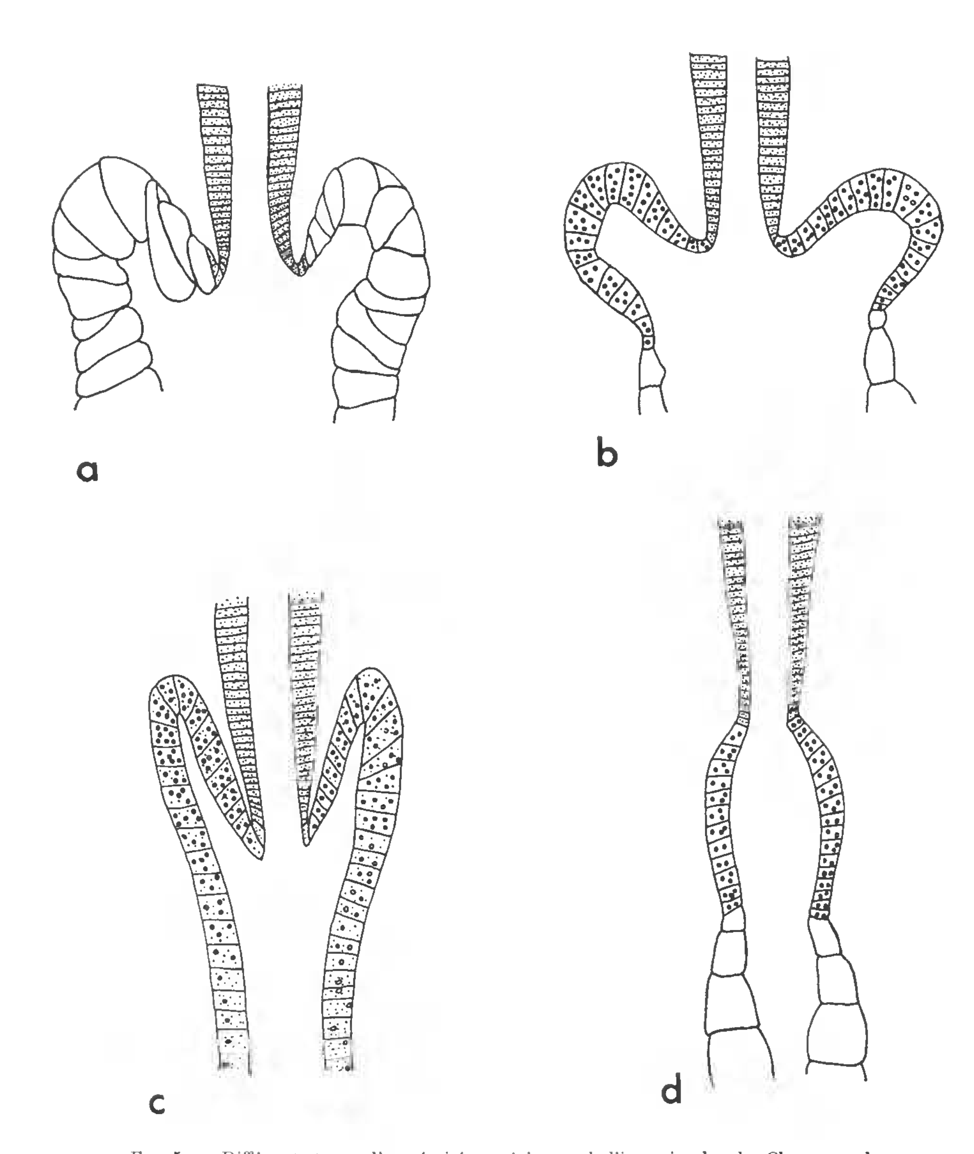



FIG. 5. — Différents types d'extrémités antérieures de l'intestin chez les Chaetognathes.

a : diverticules formés par des cellules vacuolisées (*S. zetesios*, *S. planctonis*) ; b : intestin antérieur non vacuolisé formant des diverticules et précédant l'intestin vacuolisé (*S. marri*, *S. minima*, *S. elegans*, *S. decipiens*, *S. neodecipiens*) ; c : diverticules antérieurs pour un intestin de type simple (*S. ferox*, *S. hispida*, *S. neglecta*, etc.) ; d : intestin antérieur non vacuolisé ne formant pas de diverticules (*S. bedoti*, *S. megalophthalma*). Le type le plus répandu, structure simple sans diverticules, n'a pas été représenté.

## 6. Sagitta megalophthalma

La structure de son intestin a déjà été décrite (Dallot et Ducret, 1969). L'intestin antérieur, sans diverticules, et l'intestin postérieur sont remarquablement allongés. L'intestin moyen polysérié (il y a trois ou quatre séries latérales de cellules vacuolisées) ne représente plus que les deux tiers de la longueur totale de l'intestin ; les bandelettes dorsales et ventrales non vacuolisées sont larges, la lumière intestinale reste béante.

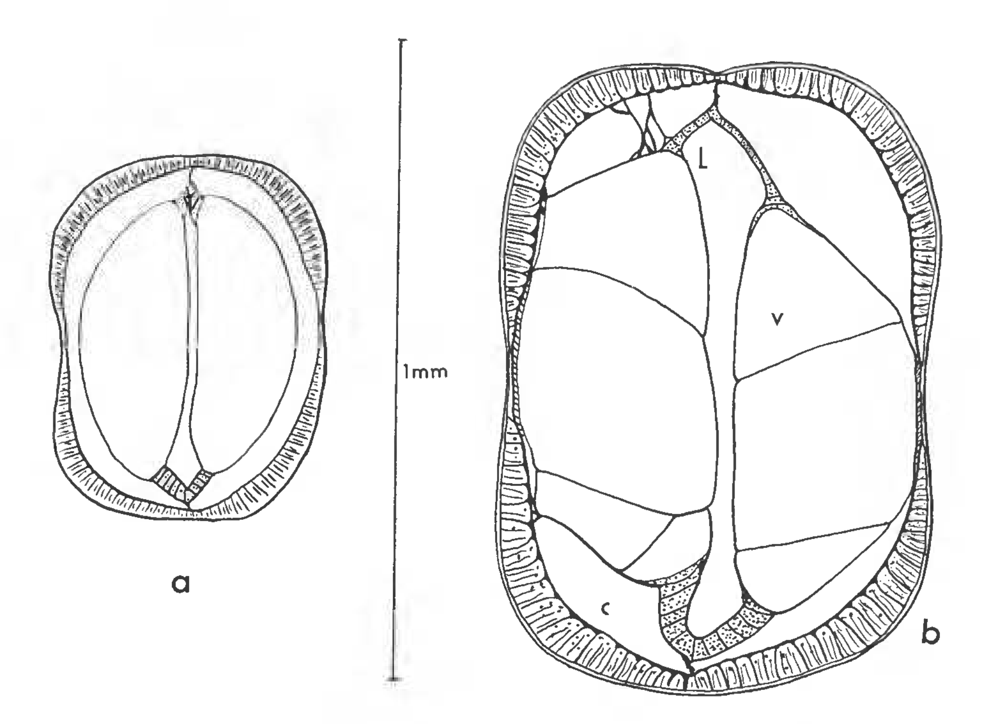



Fig. 6. — *S. elegans* : coupe transversale du tronc passant entre les deux paires de nageoires latérales. a : jeune individu à intestin moyen monosérié ; b : individu plus âgé à intestin moyen polysérié.

## 7. Sagitta neodecipiens

Son intestin est très semblable à celui de *S. minima*. Cette particularité explique la confusion de Grassi (1883) qui, dans sa première description de *S. minima*, inclut certains exemplaires ayant des caractères spéciaux : « mi sono imbattuto in due esemplari della *minima*... », qui sont manifestement des *neodecipiens* immatures, par ailleurs abondantes à Messine.

L'intestin antérieur forme des diverticules, l'intestin moyen est monosérié ; l'intestin postérieur est d'importance variable, parfois aussi réduit que chez *S. planctonis* avec seulement un élargissement triangulaire postérieur des bandelettes dorsales et ventrales, parfois bien caractérisé sur les faces latérales de l'intestin mais sur une courte longueur.

Chez certains individus on observe des interruptions dans la continuité des cellules vacuolisées, les bandelettes dorsales et ventrales se réunissant localement. Il en résulte une réduction souvent importante du volume vacuolaire total. J'ai constaté que ce phénomène pouvait se présenter chez d'autres espèces comme *S. zetesios*, *S. decipiens* et *S. minima* ; il semble plus fréquent chez les organismes âgés.

### 8. **Sagitta decipiens**

L'intestin antérieur forme des diverticules, il est bien développé, ainsi que l'intestin postérieur. L'intestin moyen est monosérié ; les cellules vacuolisées n'atteignent pas en général l'importance relative qu'elles affectent chez *S. neodecipiens*.

## IV. — Structure intestinale et phylogénie

Est-il possible d'ordonner les différents types d'intestins vacuolisés de manière à dégager les lignées évolutives les plus probables ?

Dans l'ensemble de la série, le fait le plus important semble être l'existence de subdivisions transversales. L'intestin est vacuolisé du septum céphalique à l'anus chez *S. zetesios* et *S. planctonis* ; chez *S. marri* est différencié un intestin antérieur non vacuolisé ; en plus de celui-ci, se développe chez les autres espèces un intestin postérieur parfois considérable (*S. elegans* et *S. megalophthalma*) (fig. 7). Il est difficile de déterminer quelle est l'organisation la plus primitive, de l'intestin vacuolisé généralisé ou de l'intestin segmenté à région moyenne vacuolisée relativement réduite. Résoudre ce problème serait d'une grande portée, éclairant les relations phylogénétiques entre espèces à intestin simple et espèces à intestin vacuolisé ; mais nous ne savons rien des modalités de la différenciation de l'intestin vacuolisé au cours du développement embryonnaire et larvaire, ni de la cyto-physiologie comparée du tube digestif, tandis que nos connaissances anatomiques sont insuffisantes. Cependant, comme nous le verrons plus loin, la confrontation des structures intestinales avec d'autres caractères permet d'obtenir un début de réponse.

Remarquons que la prise en considération des diverticules intestinaux, classiquement utilisée pour la recherche des affinités, ne peut nous être ici d'aucun secours puisque ce ne sont pas des organes homologues chez toutes les espèces.

Si l'on examine les cellules vacuolisées elles-mêmes, on constate que les variations du volume cellulaire moyen des différentes espèces sont beaucoup moins importantes que les variations du volume relatif qui s'exprime dans les diverses dispositions mono ou polysériées. Les espèces monosériées sont parmi les plus petites : *S. tropica*, 7 mm ; *S. minima*, 10 mm ; *S. neodecipiens*, 13 mm ; *S. decipiens*, 16 mm. Sauf *S. bedoti*, 15 mm [1], les espèces polysériées sont plus grandes : *S. megalophthalma*, 21 mm ; *S. marri*, 28 mm ; *S. elegans*, 40 mm ; *S. planctonis*, 37 mm ; *S. zetesios*, 43 mm. Cet ordre, établi pour les tailles maximales observées jusqu'à présent, reste pratiquement inchangé si l'on tient compte des variations des tailles de maturité.

Si nous rapprochons ce fait de la modification observée dans la disposition des cellules vacuolisées au cours du développement de *S. elegans*, l'origine paedogénétique des espèces monosériées apparaît comme une hypothèse défendable. Chez une ou plusieurs espèces tardivement polysériées l'acquisition précoce de la maturité sexuelle et l'arrêt de la croissance (sans doute liée également à des changements dans l'écologie, comme la colonisation d'un milieu plus chaud),

1. Cette exception peut s'expliquer par des différences d'habitat : *S. bedoti* est une espèce épiplanctonique des eaux tropicales, tandis que *S. decipiens* et *S. neodecipiens*, mésoplanctoniques, vivent à des températures beaucoup plus basses. On connaît l'importance de la température sur la taille moyenne de maturité chez les Chaetognathes (McLaren, 1964) ; l'idéal serait de faire les comparaisons à température égale.

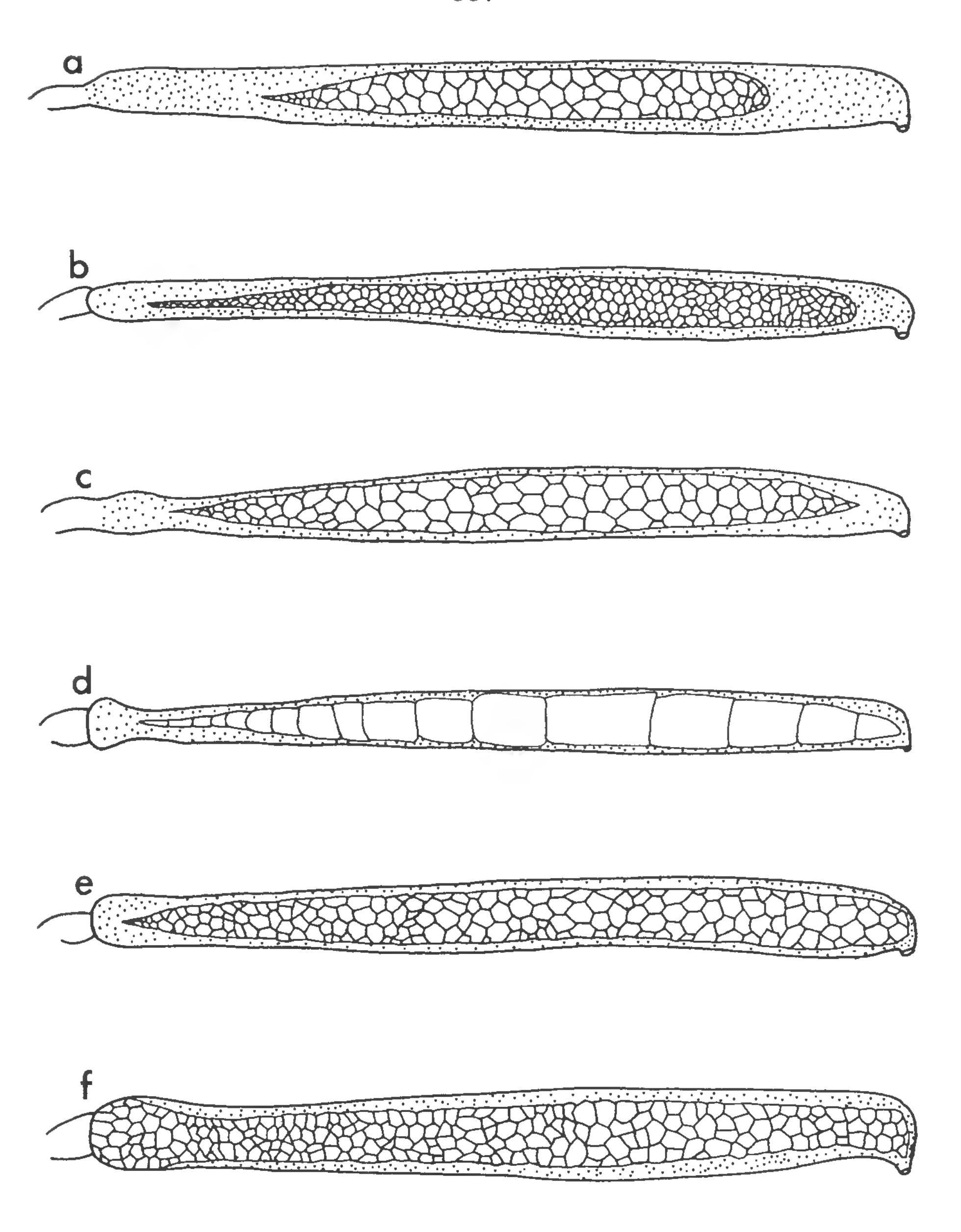



FIG. 7. — Les différents types d'intestins vacuolisés vus de profil (échelles différentes). a : *S. megalophthalma*, intestin antérieur sans diverticules, intestin moyen polysérié réduit en longueur, intestin postérieur très long ; b : *S. elegans*, intestin antérieur avec des diverticules, intestin moyen polysérié, intestin postérieur bien développé ; c : *S. bedoti*, intestin antérieur sans diverticules, intestin moyen polysérié, intestin postérieur bien développé ; d : *S. neodecipiens*, intestin antérieur avec des diverticules, intestin moyen monosérié, intestin postérieur peu développé ; e : *S. marri*, diverticules formant l'intestin antérieur, intestin moyen vacuolisé polysérié, intestin postérieur réduit à une bandelette rectale ; f : *S. planctonis*, pas d'intestin antérieur, intestin vacuolisé formant des diverticules antérieurs, bandelette rectale.

ont pu fixer la disposition juvénile monosériée. De plus il est intéressant de noter que les espèces monosériées sont dépourvues de collerette ; lorsqu'il est présent, cet organe épidermique n'atteint son plein développement qu'avec la maturité sexuelle et manque souvent complètement chez les jeunes (c'est le cas pour *S. elegans*). Le matériel que j'ai étudié, pauvre en très jeunes individus, ne permet pas de savoir si d'autres espèces que *S. elegans* montrent un même polymorphisme intestinal lié à l'âge ; pourtant, il semble que *S. bedoti* et *S. megalophthalma* soient polysériées en permanence.

Si le problème des relations phylogénétiques des Chaetognathes avec d'autres groupes a été depuis très longtemps discuté (voir en particulier Ghirardelli, 1968), par contre peu d'auteurs se sont préoccupés de l'évolution à l'intérieur même du phylum. Les conceptions classiques restent arbitraires et non fondées sur l'étude comparée des organes. On admet que la présence d'une seule paire de nageoires latérales et d'une musculature oblique intracœlomique constituent des caractères archaïques propres aux genres *Eukrohnia*, *Heterokrohnia*, *Bathyspadella* et *Spadella* (partiellement pour ce dernier dont certains représentants ont deux paires de nageoires latérales). Tokioka (1965 *b*) a proposé pour la première fois [1] un schéma hypothétique applicable aux espèces du genre principal *Sagitta* Quoy et Gaimard, 1827, qui représentent l'essentiel du phylum. Il résulte de son travail que la présence de diverticules intestinaux est un caractère archaïque ainsi qu'une couronne ciliaire débutant en arrière du niveau des yeux. Je n'adhère pas à ces conclusions. En effet, nous avons vu que la notion habituelle de diverticule demandait à être précisée ; de plus, n'est-il pas étonnant que si des diverticules caractérisent les espèces primitives de Sagittidae, on ne les retrouve pas chez les genres archaïques *Eukrohnia*, *Heterokrohnia* et *Bathyspadella* ? Ces remarques ne s'appliquent pas à la couronne ciliaire, cependant doit-on donner à la place de cet organe une telle importance, indépendamment de toute modification structurale, connaissant l'amplitude des variations individuelles qui l'affectent (Ghirardelli, 1947) ? Par ailleurs des espèces voisines par la majorité de leurs caractères peuvent posséder des couronnes ciliaires de types différents (*S. elegans*, *S. minima* par exemple).

Il me semble donc qu'un problème aussi vaste ne pourra être sérieusement abordé qu'en tenant compte simultanément du plus grand nombre possible de caractères à l'aide d'une technique numérique appropriée. Il existe cependant des organes, présents chez toutes les espèces de Chaetognathes, dont les variations morphologiques et structurales se prêtent parfaitement à un classement qui, en allant du simple vers le complexe, est probablement superposable à l'évolution : il s'agit des vésicules séminales.

Tokioka (1939) a tenté de réunir l'ensemble des données acquises — elles ne se sont pas considérablement accrues depuis, surtout sur le plan histologique — dans un système de classification. Il distingue quatre types de vésicules séminales chez les Sagittidae :

*a*) le type *enflata* : vésicules petites, sphériques ou ellipsoïdales, non divisées en deux régions, aire glandulaire localisée au milieu de la vésicule. Ce type serait le plus primitif.

1. Dans son importante publication sur les Chaetognathes de la mer de Chine et du golfe de Thaïlande, Alvariño (1967) déclare présenter ses descriptions suivant la séquence phylogénique, aussi bien pour les genres que pour les espèces. Aucun des critères employés pour cet arrangement n'est explicité dans le texte. Le résultat diffère profondément de celui obtenu par Tokioka (1965 *b*).

*b*) le type *bedoti* : vésicules ovoïdes sans tête différenciée et avec « orifice externe » situé au coin antéro-latéral.

*c*) le type *robusta* : vésicules avec tête différenciée contenant une aire glandulaire.

*d*) le type *serratodentata* : vésicules formant un angle prononcé avec l'axe du corps à complète maturité, aire glandulaire antérieure.

Ce système rigide ne correspond pas parfaitement à la réalité, les observations qui le justifient sont incomplètes et parfois erronées. Il est plus raisonnable de considérer le degré de complexité des vésicules séminales et les structures qui interviennent dans sa réalisation.

Les vésicules les plus simples sont constituées par une membrane épidermique homogène délimitant un spermatophore ovoïde. Les vésicules plus complexes montrent des différenciations épidermiques externes : mucrons, papilles, denticulations et des différenciations épidermiques internes : aire glandulaire diffuse, ou plus ou moins nettement délimitée, disque adhésif transparent ou non, et même ventouse. Les différenciations internes et externes peuvent se trouver combinées dans une même vésicule, elles contribuent à donner à celle-ci sa forme caractéristique.

Ces constatations peuvent être faites avec les moyens les plus simples : observation au microscope des vésicules parfaitement mûres et dissections ; elles restent d'un niveau élémentaire, les structures n'ayant pas été jusqu'à présent définies histologiquement (par exemple, les aires glandulaires sont-elles des tissus ou des sécrétions ?).

Sans entrer dans le détail des redescriptions de vésicules séminales ni de leur signification fonctionnelle, ce qui justifierait un travail particulier, je constaterai seulement que parmi les espèces à intestin vacuolisé qui nous intéressent, se rencontrent des vésicules primitives ou peu évoluées.

Ainsi *S. planctonis* et *S. zetesios* ont des vésicules du type le plus simple, analogues à celles de *S. lyra* (et des espèces du même groupe) et à celles des *Eukrohnia* ; les vésicules de *S. megalophthalma* sont voisines, également démunies d'aire glandulaire et de papille, mais elles ne sont pas ovoïdes, leur région antérieure étant plus large et arrondie que la région postérieure effilée. Parmi les espèces à intestin vacuolisé, c'est *S. bedoti* qui montre les vésicules séminales les plus complexes, ovoïdes mais latéralement débordantes avec une papille antérieure et une aire glandulaire aplatie, nettement délimitée et antéro-ventrale.

Les espèces à tube digestif vacuolisé, dans leur ensemble, se placent donc avec les Sagittidae les plus primitifs par la structure de leurs vésicules séminales. Ce premier indice de l'archaïsme relatif des espèces à intestin vacuolisé demandera de sérieuses justifications, mais il s'accorde assez bien avec leur écologie et leur morphologie comparée. Sur nos dix espèces (en incluant l'hypothétique *S. tropica*), six sont méso ou bathyplanctonique, coexistant dans leur habitat relativement froid et stable, classiquement moins propice à la spéciation que les couches superficielles, avec des Chaetognathes primitifs comme les *Eukrohnia*. De plus, les espèces à intestin vacuolisé sont morphologiquement hétérogènes, les différences principales portant sur la forme générale du corps, la position de la couronne ciliaire, la position et la structure des vésicules séminales et des nageoires latérales. Cela n'étonnerait pas chez un groupe ancien dont il ne resterait que quelques formes, témoins de son évolution et de sa diversification. Le problème des relations de ce groupe avec les Sagittidae plus évolués se pose donc.

L'indice le plus probant d'une évolution des espèces à intestin vacuolisé vers d'autres à intestin simple nous est fourni par la comparaison de *S. megalophthalma* avec *S. bipunctata*. Ces deux espèces ont en commun un même aspect général, des caractéristiques numériques de leur appareil préhenseur identiques, des tailles maximales voisines, des nageoires latérales de même structure et de positions très analogues, des couronnes ciliaires de même type ; les différences concernent la structure des vésicules séminales, beaucoup plus complexes chez *S. bipunctata*, mais qui sont cependant insérées à peu près au même niveau, le degré de développement de la collerette, les yeux et bien entendu la structure de l'intestin. Dans ces conditions, la réduction remarquable de l'intestin moyen vacuolisé de *S. megalophthalma* apparaît particulièrement significative.

Il est possible que l'évolution régressive de l'intestin vacuolisé se soit réalisée à d'autres niveaux (et aussi par d'autres procédés comme l'anastomose dorso-ventrale citée plus haut) : les ressemblances entre *S. bedoti* et *S. nagae* peuvent le suggérer. Faute de données précises, je ne poursuivrai pas la discussion de ce point (y a-t-il ou non convergence, etc.).

Enfin il ne semble pas que l'évolution des Sagittidae puisse se réduire à ce phénomène : certaines espèces comme *S. lyra*, *S. maxima*, *S. gazellae*, *S. scrippsae* et aussi *S. pulchra* possèdent des vésicules primitives ou peu évoluées et des caractères morphologiques particuliers qui rendent très incertaine la recherche de leurs origines parmi des formes primitives à intestin vacuolisé.

Il resterait à déterminer comment a pu apparaître le type vacuolisé, ce qui nous ramènerait au problème de sa signification physiologique ; une dernière remarque est peut-être susceptible d'apporter un élément intéressant : de très grandes cellules vacuolisées existent chez certaines espèces de Chaetognathes en dehors du tube digestif, on les trouve constituant la collerette de *Pterosagitta draco*, *Eukrohnia fowleri* et *Sagitta crassa*.

## V. — Structures intestinales et systématique

### A. **Niveau spécifique**

La connaissance de la structure intestinale peut se révéler précieuse pour la détermination des jeunes exemplaires et la différenciation d'espèces ressemblantes.

Ainsi les jeunes *S. bedoti* s'identifient instantanément sans qu'il soit besoin d'examiner leurs nageoires. Dallot et Ducret (1969) signalent que les petites *S. megalophthalma* ne diffèrent guère des *S. bipunctata* que par deux caractères : la taille de la zone oculaire pigmentée et la structure de l'intestin. L'examen du tube digestif est également utile pour la séparation des *S. decipiens* et des *S. neodecipiens*, des *S. nagae* et des *S. bedoti*. Particulièrement pour ces deux dernières, l'observation de l'intestin, si elle avait été faite, aurait sans doute permis de les distinguer avant 1967, date de la description de *S. nagae* par Alvariño ; dès 1963, David, considérant l'aire de répartition de *S. bedoti* (au sens large), s'était demandé si ce nom recouvrait bien une seule réalité taxinomique. Le problème se pose encore aujourd'hui à propos de *S. bedoti* f. *littoralis* Tokioka et Pathansali, 1963, dont le type intestinal reste inconnu ; s'il se révélait simple, cette forme devrait passer alors au rang d'espèce.

### B. **Classification des Chaetognathes**

Deux conceptions contraires se sont manifestées à propos de la classification des Chaetognathes ces dernières années. Alvariño (1967) refuse tout regroupement d'espèces dans des catégories de niveau plus élevé que le genre : « ... any other systematic division of this phylum would be quite arbitrary. » Dans le cas du genre *Sagitta*, le plus riche en espèces, elle admet l'existence de « groupes » (1963 ; 1967), définis à la fois morphologiquement et écologiquement, dont la signification taxinomique est donc intermédiaire entre le sous-genre et l'espèce. Cette attitude perpétue la position traditionnelle des spécialistes du phylum.

La tendance opposée s'est tout d'abord manifestée avec la définition de deux sous-genres, s. g. *Aidanosagitta* et s. g. *Serratosagitta* au sein du genre *Sagitta* Quoy et Gaimard, par Tokioka et Pathansali (1963). Ces deux sous-genres ont été transformés en genres dans un vaste travail de révision systématique du phylum dû à Tokioka (1965 *a*). Les différentes espèces s'y trouvent regroupées en classes, ordres, sous-ordres et familles ; le genre *Sagitta* Quoy et Gaimard, 1827, y éclate en neuf nouveaux genres.

La prise en considération de la structure intestinale ne permet pas d'arbitrer ce débat essentiel, mais rend possible cependant l'examen de la cohérence interne des catégories proposées.

### C. **Places des espèces à intestin vacuolisé parmi les groupes d'Alvariño et les genres nouveaux de Tokioka** (Tableau I)

*S. planctonis*, *S. zetesios*, *S. marri* sont réunies dans le groupe *planctonis* qui correspond exactement au genre *Solidosagitta* Tokioka, 1965.

*S. minima*, *S. decipiens* et *S. elegans* constituent le groupe *elegans* ; l'absence de *S. neodecipiens* s'explique par sa mise en synonymie avec *S. decipiens* (opinion que je ne partage pas, voir Dallot et Ducret, 1968 et 1969). Ces deux espèces, avec *S. minima*, forment le genre *Mesosagitta* Tokioka, 1965 ; *S. elegans* n'y figure pas et se retrouve avec *S. hispida*, *S. robusta* et *S. ferox* comme espèce-type du genre *Parasagitta* Tokioka, 1965. Ce genre apparaît donc profondément hétérogène (structure de l'intestin, morphologie générale, structure des nageoires latérales et des vésicules séminales) ; l'importance excessive accordée par Tokioka à la position de la couronne ciliaire est sans doute la raison principale de l'absence de *S. elegans* dans le genre *Mesosagitta* ; Alvariño (1969) ne tient pas compte de ce caractère pour la définition du groupe *elegans* mais considère implicitement que la structure intestinale y joue un rôle puisqu'elle note la présence des « mésentères latéraux ». Enfin l'opinion de Tokioka, suivant laquelle *Solidosagitta* et *Mesosagitta* sont étroitement apparentées et pourraient bien constituer un genre unique (*Mesosagitta*), se trouve renforcée par la prise en considération de l'intestin.

*S. tropica*, non classée par Alvariño, est rangée par Tokioka dans le genre *Aidanosagitta* Tokioka et Pathansali, 1963, dont les autres constituants semblent tous posséder un intestin de type simple ; d'autres caractères (couronne ciliaire, position des vésicules séminales) mettent en doute la légitimité de l'appartenance de cette espèce au genre *Aidanosagitta*.

*S. bedoti* accompagne *S. nagae* dans le groupe *bedoti* ; *S. pulchra*, laissée en dehors de tout groupement par Alvariño, s'y ajoute pour former le genre

*Zonosagitta* Tokioka, 1965, caractérisé par la présence de zones internes démunies de rayons aux deux paires de nageoires latérales. Nous avons vu plus haut que le problème du degré d'affinité de ces différentes espèces était d'actualité ; il ne peut être résolu que par une soigneuse étude comparative de toutes les formes en cause, dont la liste ne se limite d'ailleurs pas aux trois espèces citées.

*Tableau* 1 — Correspondance entre les groupes d'ALVARIÑO et les genres de TOKIOKA incluant des espèces à intestin de type vacuolisé (+). Les pointillés correspondent à des espèces ignorées ou mises en synonymie par un des auteurs.

| Groupes d'ALVARIÑO | Espèces | Genres de TOKIOKA |
|---|---|---|
| <br>........................ | Nombreuses espèces, dont<br>*S. tropica* + | *Aidanosagitta* |
| *bedoti* | *S. nagae*<br>*S. bedoti* + | ........................<br>*Zonosagitta* |
| Espèce isolée | *S. pulchra* | |
| *robusta* | *S. ferox*<br>*S. robusta*<br>*S. hispida* | *Parasagitta* |
| *elegans* | *S. elegans* + | |
| <br><br>........................ | *S. minima* +<br>*S. decipiens* +<br>*S. neodecipiens* + | *Mesosagitta* |
| *planctonis* | *S. marri* +<br>*S. planctonis* +<br>*S. zetesios* + | *Solidosagitta* |

Enfin, *S. megalophthalma*, décrite en 1969, ne figure évidemment dans aucune des deux classifications.

Malgré les dissonances de détail, nous constatons que la prise en considération du type intestinal s'intègre assez bien à la fois dans le système d'ALVARIÑO et dans celui de TOKIOKA, d'ailleurs proches quant au contenu des catégories. Cette concordance générale confirme la valeur systématique des structures intestinales. Il ne semble cependant pas possible dans l'immédiat de réunir toutes les espèces à intestin vacuolisé dans une seule unité systématique, groupe, sous-genre ou genre. En effet, même si l'on confondait les groupes *planctonis* et *elegans*, ou les genres *Mesosagitta* et *Solidosagitta* correspondants, il resterait à préciser le sort de *S. tropica* et surtout de *S. megalophthalma* et de *S. bedoti*.

## Conclusion

La structure du tube digestif apparaît donc comme un élément important pour la compréhension de la systématique et de la phylogénie des Chaetognathes ; les problèmes soulevés sont d'une telle ampleur qu'il semble indispensable d'accroître substantiellement nos connaissances anatomiques, morphologiques, histologiques et embryologiques pour toutes les espèces du phylum. Cependant il est visible que certains organes, parmi lesquels le tube digestif et les vésicules séminales, peuvent, dans un premier stade, servir de fil conducteur pour l'établissement d'hypothèses cohérentes. Celles-ci devront être testées suivant une méthode numérique objective pouvant mettre fin aux incertitudes et aux controverses actuellement dominantes.

## Résumé

Le tube digestif de 40 espèces de Chaetognathes a été examiné, 9 d'entre elles (et probablement une dixième, *S. tropica* Tokioka, 1942), appartenant toutes au genre *Sagitta* Quoy et Gaimard, 1827, possèdent un intestin de type vacuolisé, comportant des parois latérales constituées par de très grandes cellules dont presque tout le volume est occupé par une vacuole. Il s'agit de *S. bedoti* Béraneck, 1895, *S. decipiens* Fowler, 1905, *S. elegans* Verill, 1873, *S. megalophthalma* Dallot et Ducret, 1969, *S. marri* David, 1956, *S. minima* Grassi, 1881, *S. neodecipiens* Tokioka, 1959, *S. planctonis* Steinhaus, 1896, *S. zetesios* Fowler, 1905.

La région vacuolisée est d'importance variable suivant les espèces ; tandis qu'elle s'étend de l'œsophage à l'anus chez certaines d'entre elles, chez d'autres, se différencie une fraction antérieure non vacuolisée formant ou non des diverticules latéraux, accompagnée (sauf chez *S. marri*) par le développement postérieur de la bandelette anale non vacuolisée qui forme un intestin postérieur. Les cellules vacuolisées peuvent être disposées suivant plusieurs files longitudinales, ou une seule. L'hypothèse selon laquelle les espèces monosériées dériveraient d'espèces polysériées à l'état adulte par paedomorphose est discutée. La structure des vésicules séminales, la morphologie générale et certaines caractéristiques écologiques suggèrent que les espèces à intestin vacuolisé sont relativement archaïques parmi les Sagittidae. *S. megalophthalma* témoignerait d'une tendance à l'évolution vers des formes à intestin de structure simple.

La connaissance du type intestinal se révèle précieuse pour l'identification de certaines formes juvéniles et la différenciation d'espèces ressemblantes ; sur un plan général, elle met en évidence certaines insuffisances dans les divers systèmes de groupement ou de classification proposés actuellement.

## Summary

The gut anatomy of 40 species of Chaetognaths has been studied. Nine species of *Sagitta* (and probably 10, with *Sagitta tropica*) show the vacuolated-type, as *S. minima* : very large cells with an unique vacuole make the lateral walls of the intestine. According to the different species a variable importance of the vacuolated part is observed :

It extends from the œsophagus to the anus in *S. planctonis* and *S. zetesios* ; an anterior no-vacuolated intestine appears in *S. marri* and also a posterior no-vacuolated part in the other species (specially *S. megalophthalma, S. elegans, S. bedoti,* and *S.*

*decipiens*, *S. neodicipiens*, *S. minima*). The general morphology, seminal vesicles structure and the ecology of the vacuolated-type species suggest that they are relatively archaïc among the Sagittidae.

The knowledge of the intestinal-type is very useful to identify juvenile forms and for differential determination of similar species ; it reveals that both ALVARIÑO's grouping system and TOKIOKA's new classification are not perfectly satisfactory.

*Station zoologique de Villefranche-sur-Mer*

## BIBLIOGRAPHIE

ALVARIÑO, A., 1963. — Quetognatos epiplanctonicos del mar de Cortes. *Rev. Soc. mex. Hist. nat.*, **24**, pp. 97-203, 24 pl.

— 1967. — The Chaetognatha of the NAGA-Expedition (1959-1961) in the South China Sea and the Gulf of Thailand. Part 1 — Systematics. NAGA *Rep.*, **4**, fasc. 2, pp. 1-197, 55 fig.

— 1969. — Los Quetognatos del Atlantico. Distribucion y notas esenciales de sistematica. *Trab. Inst. esp. Oceanogr.*, **37**, pp. 1-290, 94 fig.

Anonyme, 1964. — Code international de nomenclature zoologique. London, Int. Trust. for zoological Nomenclature ed.

BEAUCHAMP, P. DE, 1960. — Classe des Chétognathes (Chaetognatha). *In* « Traité de Zoologie » (dir. P. P. GRASSÉ), **5**, fasc. 2, pp. 1500-1520, 13 fig.

DALLOT, S., et F. DUCRET, 1968. — A propos de *Sagitta decipiens* Fowler et de *Sagitta neodicipiens* Tokioka. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, **19**, fasc. 3, pp. 433-435, 4 fig.

— et —, 1969. — Un Chaetognathe mésoplanctonique nouveau : *Sagitta megalophthalma* sp. n. *Beaufortia*, **17**, 224, pp. 13-20, 5 fig.

DAVID, P. M., 1963. — Some aspects of speciation in the Chaetognatha. *In* speciation in the sea. *Syst. Assoc. publ.*, **5**, pp. 129-143, 5 fig.

DONCASTER, L., 1902. — On the development of *Sagitta* with notes on the anatomy of the adult. *Quart. J. mic. Sci.*, **46**, pp. 351-398, 42 fig.

FURNESTIN, M. L., 1959. — Résultats scientifiques des campagnes de la « Calypso ». Campagne 1956 dans le golfe de Guinée et aux Iles Principe, San Tomé et Annobon. Chaetognathes. *Ann. Inst. océanogr.*, **37**, fasc. 8, pp. 219-233, 5 fig., 1 tabl.

GHIRARDELLI, E., 1947. — Chetognati raccolti nel Mar Rosso e nell'Oceano Indiano da la nave « Cherso ». *Boll. Pesca Piscis. Idrobiol.*, 2 nouv. sér., fasc. 2, pp. 253-270, 9 fig.

— 1950. — Morfologia dell'apparecchio digerente in *Sagitta minima* Grassi. *Boll. Zool.*, suppl. 17, fasc. 2, pp. 555-567, 5 fig.

— 1968. — Some aspects of the biology of the Chaetognaths. *Adv. mar. biol.*, Barnes ed., **6**, pp. 271-375, 37 fig.

GRASSI, G. B., 1883. — I Chetognati. *Fauna Flora Golf Neapel*, **5**, fasc. 1, pp. 1-126.

McLAREN, I. A., 1964. — Effects of temperature on growth of zooplancton, and the adaptative value of vertical migrations. *J. Fish. Res. Bd Can.*, **20**, pp. 685-727, 19 fig.

MICHAEL, E. L., 1911. — Classification and vertical distribution of the Chaetognatha of the San Diego region. *Univ. Calif. Publ. Zool.*, **8**, fasc. 3, pp. 21-170, 48 fig.

NETO, T. S., 1961. — Quetognatos dos mares de Angola. *Mem. Junt. Invest. ultramar*, 2e ser., **29**, pp. 1-61, 50 fig.

PARRY, D. A., 1944. — Structure and function of the gut in *Spadella* and *Sagitta*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, **26**, pp. 16-38, 14 fig.

THOMSON, J. M., 1947. — The Chaetognatha of South-eastern Australia. *Bull. Coun. scient. ind. Res.*, 222, pp. 1-43, 8 fig.

TOKIOKA, T., 1939. — Chaetognaths collected chiefly from the bays of Sagami and Suruga, with some notes on the shape and structure of the seminal vesicle. *Rec. oceanogr. Wks. Jap.*, **10**, fasc. 2, pp. 123-150, 10 fig., 4 pl.

— 1940. — A small collection of Chaetognaths from the coast of New South Wales. *Rec. Aust. Mus.*, **20**, 6, pp. 367-379, 10 fig.

— 1942. — Systematic studies of the plancton organisms occuring in Iwayama Bay, Palao. III. Chaetognaths from the Bay and adjacent waters. *Contr. Seto Mar. biol. Lab.*, 104, pp. 527-548, 11 fig., 3 pl.

— 1965 *a*. — The taxonomical outline of Chaetognatha. *Publ. Seto Mar. biol. Lab.*, **12**, fasc. 5, pp. 335-357.

— 1965 *b*. — Supplementary notes on the systematics of Chaetognatha. *Ibid.*, **13**, fasc. 3, pp. 231-242, 3 fig., 4 tabl.

— et D. PATHANSALI, 1963. — Another new Chaetognath from Malay waters with a proposal of grouping some species of *Sagitta* into subgenera. *Publ. Seto Mar. biol. Lab.*, **11**, fasc. 1, pp. 119-123, 1 fig., 1 pl.